

中国秋海棠属植物叶片斑纹多样性研究*

崔卫华^{1,3}, 管开云^{1,2**}

(1 中国科学院昆明植物研究所资源植物与生物技术重点实验室, 云南 昆明 650201; 2 中国科学院新疆生态与地理研究所, 新疆 乌鲁木齐 830011; 3 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 通过对野生和引种栽培植物的观察, 结合文献和标本的查阅, 对中国秋海棠属植物斑叶类资源及叶斑多样性进行了研究。发现中国分布的 203 种 (含变种和亚种) 秋海棠属植物中有斑纹的种类达 84 种, 叶斑色彩多表现为淡绿色、银绿色、银白色、白色。从园艺学角度出发, 根据中国秋海棠属植物斑纹在叶片的分布位置, 首次提出了中国秋海棠属植物叶斑分类标准, 并对观察到的斑叶类秋海棠进行了分类, 方便人们选择利用。根据斑纹与叶脉的关系分为叶脉相关类型 (I) 和非叶脉相关类型 (II), 前者细分为脉间斑纹类 (IA)、沿脉斑纹类 (IB)、中脉及脉间斑纹类 (IC) 3 种, 后者细分为环状面斑类 (IIA)、掌状面斑类 (IIB)、近全面斑类 (IIC)、全面斑类 (IID)、混合面斑类 (IIE) 和不规则面斑类 (IIF) 6 种。中国产野生秋海棠属植物中较常见的叶斑类型为 IA1、IA2、IB1、IB2 和 IIA。同时对叶斑的产生机理和遗传特性进行了讨论和展望。中国斑叶类秋海棠属植物种质资源及其叶斑类型的多样性极其丰富, 有望通过研究摸清其遗传特性, 实现特定观赏性状新品种的定向选育。

关键词: 秋海棠属; 叶斑; 叶斑多样性; 叶斑分类; 遗传特性

中图分类号: Q 944

文献标识码: A

文章编号: 2095-0845(2013)02-119-09

Diversity of Leaf Variegation in Chinese Begonias

CUI Wei-Hua^{1,3}, GUAN Kai-Yun^{1,2**}

(1 Key Laboratory of Economic Plants and Biotechnology, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201, China; 2 Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumchi 830011, China; 3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Variegated leaf is applied to the leaf which is partly or wholly colored in other than ordinary green as their ordinary feature. Investigations were conducted to understand the status of variegated *Begonia* species of China. Eighty four species among 203 taxa are found to be variegated. Colors of variegation are usually light green, silvery green, silvery white and white. From the perspective of horticulture, the variegated species of Chinese begonias were divided into different types according to the variegation features. Positions of variegated parts are the most important character used to divide the variegation types. Vein type and non-vein type are the two main types. The vein type (I) was subdivided into three types: vein part type (IA), inter-vein part type (IB), middle vein and inter-vein part type (IC). While the non-vein type (II) was subdivided into six types, i. e. ring-like type (IIA), palmate type (IIB), sub-entire type (IIC), entire type (IID), mixed type (IIE), and irregular type (IIF). The common variegation types among Chinese begonias are IA1, IA2, IB1, IB2 and IIA. Finally the mechanism and the hereditary property lies in variegation of Chinese begonias were discussed.

Key words: *Begonia*; Leaf variegation; Diversity of leaf variegation; Classification of leaf variegation; Hereditary property

* 基金项目: 国家自然科学基金面上项目 (31270349); 中国科学院生命科学领域基础前沿研究专项 (KSCX2-EW-J-24)

** 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: guanky@mail.kib.ac.cn

收稿日期: 2012-09-21, 2012-11-12 接受发表

作者简介: 崔卫华 (1987-) 女, 硕士研究生, 研究方向: 秋海棠属形态多样性与环境的相关性。E-mail: cuiweihua@mail.kib.ac.cn

斑叶植物即叶片局部或整体颜色不同于普通绿色的植物,不包括由于病理原因导致叶片叶绿素缺失而形成病斑的植物(Hara, 1957)。多数斑叶植物生长在热带雨林下层光照较弱的环境。该类植物常以其迷人的叶斑和对室内环境条件的适应而被选作园艺观叶植物,如花叶芋(*Caladium hortulanum*)、变叶木(*Codiaeum variegatum*)、铁甲秋海棠(*Begonia masoniana*)等。根据Hara (1957)的研究,叶斑产生的原因有4种:Ⅰ. 叶绿素型(Chlorophyll Type):叶片局部叶绿素缺失;Ⅱ. 空隙型(Air Space Type):叶片局部表皮层细胞与下层细胞之间存在较大的空隙;Ⅲ. 表皮型(Epidermis Type):叶片局部表皮细胞变异(Peculiarity of the epidermis);Ⅳ. 色素型(Pigment Type):其他色素的存在。

秋海棠属(*Begonia* L.)是显花植物中的第6大属,种类超过1 500个(de Wilde, 2011)。该属植物多为多年生肉质草本,广泛分布于热带和亚热带地区阴湿的林下、岩石上、山洞、溪边等处。秋海棠属植物花叶兼美,是世界上广为栽培的重要园艺植物。日本秋海棠协会2001年刊登的资料显示,全世界该属园艺品种约有15 000种(日本ベゴニア協会, 2003)。这些园艺品种里面有很多是斑叶种类,如蟆叶秋海棠类(Rex Begonias)的亲本之一就是银白色环状叶斑著名的大王秋海棠(*B. rex*)。根茎类秋海棠(Rhizomatous Begonias)以观叶为主,叶片斑纹的点缀会使该种秋海棠在这一类群中显得更加突出。而以观花为主的四季秋海棠类(Semperflorens)和球根秋海棠类(Tuberous Begonias)中也有一些具有叶斑点缀的种类。竹节类秋海棠(Cane-Stemmed Begonias)中的银星秋海棠(*B. argenteoguttata*)即因其叶片上的银白色斑点而得名。可以说,丰富多样的叶斑是该属众多园艺品种让世人爱不释手的一个重要原因。已有研究(Hara, 1957; Zhang等, 2009; Sheue等, 2012)表明,该属植物许多种类银白色或淡绿色叶斑形成的结构基础是表皮层细胞与绿色组织之间存在细胞间隙,而这种结构使光线到达绿色组织时发生二次反射,在叶片表面表皮细胞边缘形成白色多边形的光反射而不是普通叶片表皮细胞中央形成的白色点状光反射,使该区域相对周围的正常

叶片区域偏白,而这种结构在赋予秋海棠属植物叶斑的同时又不影响其正常的光合作用。相对于因叶绿素残缺形成的叶斑,这种结构叶斑在生存上无疑是具有优势的。

中国野生秋海棠种类和形态多样性极其丰富。Guan等(2008)通过对中国秋海棠属植物开展广泛的资源调查,发现超过50%的种类具有园艺观赏价值。中国斑叶类秋海棠种类丰富并且叶斑形态多样,引起了许多学者的关注。一些种类就是根据叶片的斑纹而命名的,如花叶秋海棠(*B. cathayana*)、变色秋海棠(*B. versicolor*)、铁甲秋海棠等。古训铭(2006)对中国秋海棠属侧膜组植物系统分类研究时,特将叶斑作为性状纳入分析。Sheue等(2012)针对几种秋海棠属植物叶斑的产生机理以及斑纹存在的生理意义开展了研究,同时发现台湾特有的14种秋海棠中有6种是斑叶种类:南台湾秋海棠(*B. austro-taiwanensis*),出云山秋海棠(*B. chuyunshanensis*),水鸭脚(*B. fomosana*),麓谷秋海棠(*B. lukuana*),岩生秋海棠(*B. ravenii*),台湾秋海棠(*B. taiwaniana*)。这些都说明中国原生秋海棠斑叶类资源非常丰富。

目前,中国秋海棠属的研究主要集中在系统分类、引种保育和新品种培育方面。提到秋海棠属植物叶斑丰富的文章虽多,但至今没有人对该属植物叶斑性状做过系统的调查研究工作。本研究从资源利用的角度出发,对中国秋海棠属植物斑叶类资源状况和叶斑的多样性开展全面系统的研究,为叶斑遗传特性的研究以及秋海棠观叶新品种的开发提供了新的依据。

1 研究方法

1.1 研究对象的确定

系统收录和描述中国秋海棠属植物的文献主要有《中国植物志》(谷粹芝等, 1999)和*Flora of China*(Wu等, 2007)。*Flora of China*在种类上增加了前者出版后发表的许多种类,并对一些种类进行了订正。本文以*Flora of China*所收录的192种(包含变种和亚种)作为研究对象,同时增加其后发表的新种11个(Ma和Li, 2006; Liu等, 2007; Shui, 2007; Wei等, 2007; Li等, 2008; Ku等, 2008; Peng等, 2008a, b, 2010, 2012; Peng和Ku, 2009)。至此本研究对象共包含国产秋海棠属野生种类203种(包含变种和亚种)。

1.2 调查方法

通过野外调查和对昆明植物园秋海棠温室引种栽培的野生种类的活体植物成熟叶片的观察,确定是否为斑叶种,同时通过对标本、植物志和相关文献的查阅对叶斑特征进行补充,还参考了“自然标本馆”生物多样性信息系统(2012)中秋海棠属植物照片。

野外调查范围:云南东南部和南部地区:文山的马关、麻栗坡,红河的河口、屏边,西双版纳的勐腊、勐海、景洪,普洱的江城;中部的昆明西山区、石林县;广西的巴马、凤山、东兰、永福、都安、桂林、临桂、扶绥、崇左、大新、靖西;海南省的昌江霸王岭保护区、乐东尖峰岭保护区、陵水吊罗山保护区、琼海会山保护区。

温室栽培种类及其来源:中国科学院昆明植物研究所秋海棠温室引种栽培的野生秋海棠种类有近150种,其来源以中国西南部为主,集中在云南省的中部、西南部、南部、东南部,广西的北部和西部,贵州省的南部,也有四川省、海南省、台湾省的一些地区,以及湖南、广东、西藏的个别地区。同时参考了该温室多年来在野外调查和引种过程中保存下来的照片。

叶斑特征补充描述主要参考文献有:《中国植物志》,《云南植物志》(中国科学院昆明植物研究所,2006),《Flora of China》,新种发表文献以及其他与中国秋海棠属植物有关的论文。

标本研究主要在昆明植物研究所标本馆进行,该标本馆没有的种类主要参考中国数字植物标本馆 Chinese Virtual Herbarium (CVH), www.cvh.org.cn 及其分馆。

1.3 叶斑分类标准的制定

从园艺学的角度出发,参照王令茹和徐春霞(2007)、钱萍和季春峰(2010)和Hara(1957)等文献中的斑彩叶植物分类方法,根据中国秋海棠属植物叶片斑纹特征,制定了中国秋海棠属植物叶片斑纹特征的分类标准。

本标准主要依据斑纹在成熟叶片上的位置划分。由于带紫色斑纹不是严格稳定的性状,有时会因生长环境或叶龄的变化而消失,因此当白色斑纹和紫红色斑纹同时存在时,主要以白色斑纹的位置划分斑纹类型。

根据斑纹与叶脉是否相关,划分为叶脉相关类型(I)和非叶脉相关类型(II)。然后每一类又根据叶斑的大小、形状和位置再分为若干小类。具体分类情况如下:

I. 叶脉相关类型:叶片表面的斑纹分布在叶脉之间的部分或者沿叶脉及贴近叶脉两侧分布。根据叶斑的分布位置又细分为:脉间斑纹类(I A)、沿脉斑纹类(I B)、中脉及脉间斑纹类(I C)。

I A. 脉间斑纹类:叶片斑纹分布在叶脉相间的部分,绝无或极少分布在叶脉及其两侧。根据斑块大小和形状又细分为脉间斑点类(I A1)和脉间斑块类(I A2)两种。

I A1: 脉间斑点类:叶片主脉及二级脉之间有分散的小白点分布,有时小白点随叶龄增长而密布至连续,有时甚至整个脉间呈白斑状,仅叶脉为绿色(图1: 1, 2, 3, 4, 6, 7; 图2: 30(上))。

I A2: 脉间斑块类:叶片主脉及二级脉之间有连续或不连续的斑块分布,斑块相对集中,通常有白色和紫褐色两种(图1: 5, 8, 9, 10, 17)。

I B. 沿脉斑纹类:叶片斑纹沿叶脉及其两侧分布。根据叶斑的位置再分为3个小类。

I B1: 主脉斑纹类:叶片所有主脉和二级脉及其两侧呈白色斑纹状,有时为密集的小白点组成,有时为连续的斑块状(图1: 11, 12)。

I B2: 中脉斑纹类:叶片中脉及其两侧白色斑纹较宽而明显,其余主脉和二级脉白色斑点分布渐稀少,该类有时脉间带紫色(图1: 13, 14, 15)。

I B3: 脉交角斑纹类:叶片主脉和二级脉及其形成的小三角区呈白色斑纹状(图1: 16)。

I C. 中脉及脉间斑纹类:叶片斑纹在中脉及其两侧呈宽的斑带状,同时在其他各主脉及二级脉之间有斑纹(图1: 19, 20)。

II. 非叶脉相关类型:叶片表面斑纹的分布与叶脉没有相关性,通常呈连续的斑块状,面积相对较大,也可称为面斑类型。依据斑纹的形状和分布又分成6小类。

II A. 环状面斑类:叶片中心和叶缘颜色为紫褐色、带紫色或绿色,叶斑位于叶片中心和叶缘之间,常呈环状,随叶片形状各异,有时幼时不连续,成熟叶片为连续环状斑纹,斑纹颜色为区别于叶片颜色的绿色、淡绿色、银白色、白色(图1: 21, 22, 23; 图2: 24, 25, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 46)。

II B. 掌状面斑类:叶片斑纹从叶片中心沿主脉向叶缘扩展,呈掌状,通常为紫褐色或带紫色,斑纹之外至叶缘为绿色(图2: 26, 35)。

II C. 近全面斑类:叶片边缘和叶脉为绿色或带紫色,其余部分均为银白色或银绿色斑纹状(图2: 27, 28)。

II D. 全面斑类:整个叶片密布白色或银白色斑点,有时整个叶片呈银灰色(图2: 29, 30(中), 45)。

II E. 混合面斑类: 叶斑为完全面斑类与其他叶斑类型的混合型, 如完全面斑与环状面斑混合, 完全面斑与脉间斑点混合等 (图 2: 30 (下), 44)。

II F. 不规则面斑类: 叶斑呈白色斑块状, 连续或不连续, 通常形状和位置不规则 (图 2: 31, 32, 33, 34)。

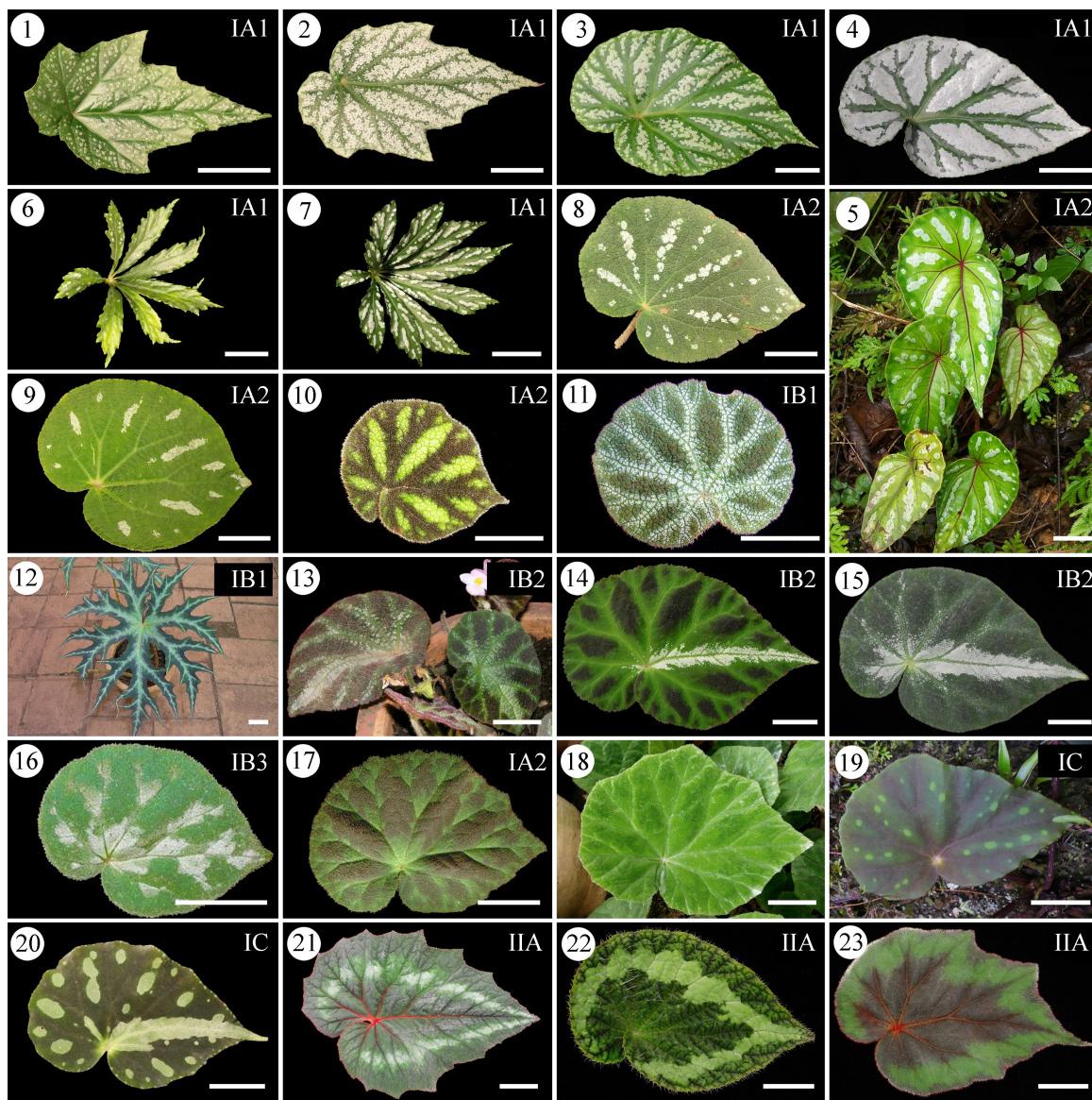


图 1 中国野生秋海棠属植物叶斑类型

1, 2. 水鸭脚同株幼叶与成熟叶; 3~5. 铺地秋海棠的不同叶斑类型, 3 和 4 为品种‘热带女’ (*Begonia* ‘Tropical girl’, 铺地秋海棠的自然变异) 同株的幼叶与成熟叶, 5 为铺地秋海棠另一变异; 6, 7. 掌叶秋海棠同株幼叶与成熟叶; 8. 丝形秋海棠; 9. 密毛龙州秋海棠; 10. 变色秋海棠; 11. 丽叶秋海棠; 12. 红斑秋海棠; 13. 变异秋海棠; 14, 15. 罗成秋海棠幼叶与成熟叶; 16~18. 鹿寨秋海棠叶斑变异, 16 和 17 为原生地照片 (图片 16 和 17 引自古训铭, 2006); 19, 20. 假厚叶秋海棠; 21. 花叶秋海棠; 22. 大王秋海棠; 23. 多毛秋海棠。(标尺=3 cm)

Fig. 1 Leaf variegation types of wild Chinese *Begonia* plants

1, 2. Young and mature leaves of *B. formosana* from the same plant; 3~5. Different variegation types of *B. handelii* var. *prostrata*, 3 and 4 are young and mature leaves of *B.* ‘Tropical girl’ (a natural variety of *B. handelii* var. *prostrata*) from the same plant, 5 is another variety; 6, 7. Young and mature leaves of *B. hemsleyana* from the same plant; 8. *B. filiformis*; 9. *B. morsei* var. *myriotricha*; 10. *B. versicolor*; 11. *B. ningmingensis* var. *bella*; 12. *B. rubropunctata*; 13. *B. variifolia*; 14, 15. Young and mature leaves of *B. luochengensis*; 16~18. Variegation variation of *B. luzhaiensis* (Picture 16 and 17 were from Ku, 2006); 19, 20. *B. pseudodryadis*; 21. *B. cathayana*; 22. *B. rex*; 23. *B. polytricha*. (Bar = 3 cm)

该分类标准几乎包含了所有中国已发现的斑叶秋海棠的斑纹类型。依据该分类标准，对所调查到的斑叶类秋海棠的叶斑类型进行了归类。

2 结果

2.1 斑纹种类

调查的国产 203 种秋海棠中，具有斑叶的种

类共 84 种（其中裂叶秋海棠（*B. palmata*）种下变种较多，且难以区分，故作为一个种处理，记为 *B. palmata*）（表 1）。有斑纹的种类比例达 41.2%，表明中国秋海棠属植物斑叶类资源非常丰富。

有的种类所有的个体均有叶斑，有的种类仅在个别居群中有斑叶植株。根据野外调查，

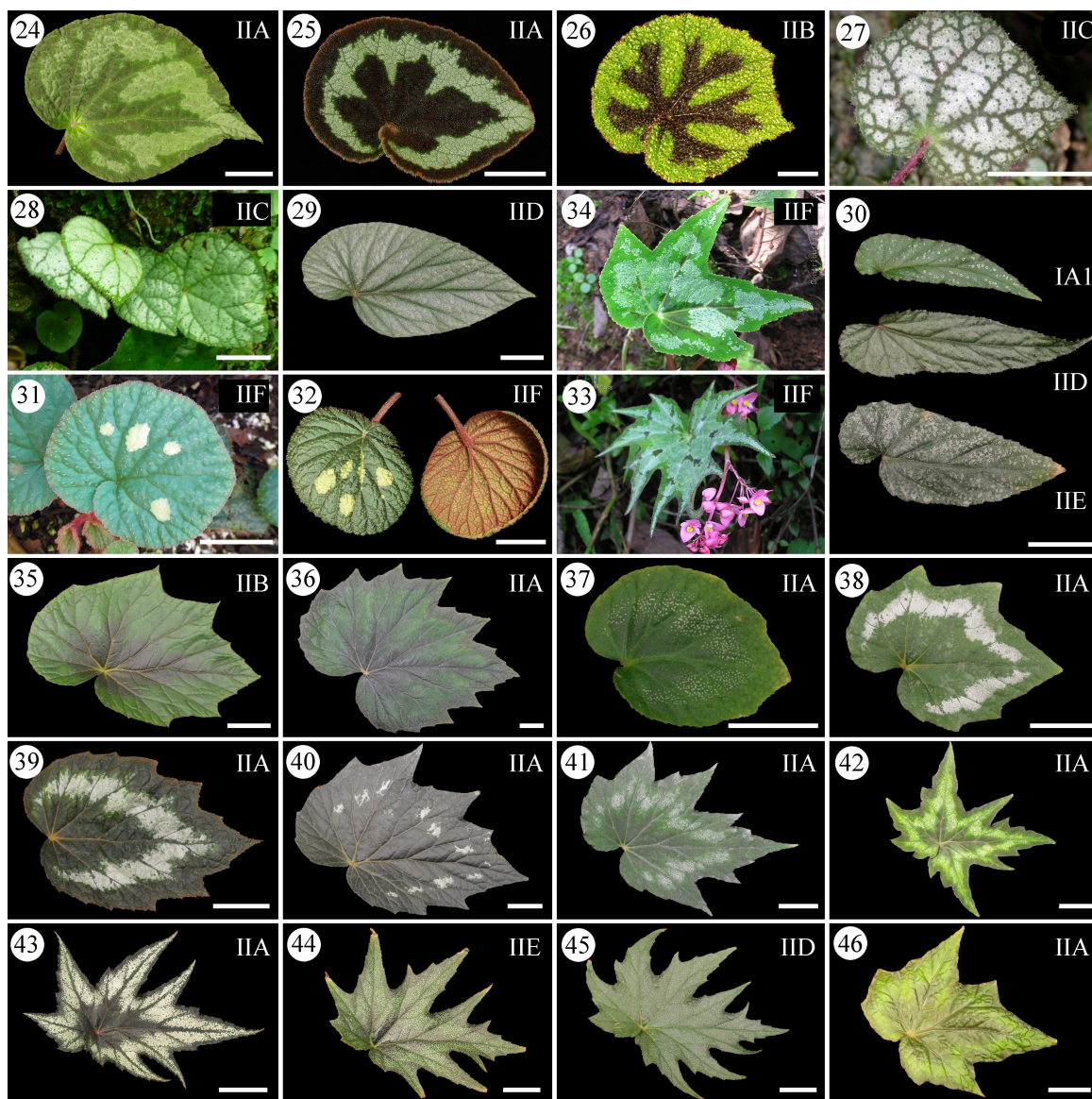


图 2 中国野生秋海棠属植物叶斑类型（续）

24. 大新秋海棠；25. 一口血秋海棠；26. 铁甲秋海棠；27, 28. 德保秋海棠（图片 27 引自 Ku 等, 2006）；29. 大香秋海棠原变种；30. 粗毛无翅秋海棠不同叶斑类型；31, 32. 古林箐秋海棠；33, 34. 木里秋海棠；35~46. 裂叶秋海棠（*B. palmata*）的不同叶斑变异形态，其中 37, 38, 39 为同一株不同叶龄的叶片斑纹发展过程。（标尺=3 cm）

Fig. 2 Leaf variegation types of wild Chinese Begonia plants (continued)

24. *B. daxinensis*; 25. *B. picturata*; 26. *B. masoniana*; 27, 28. *B. debaoensis* (Picture 27 was from Ku *et al.*, 2006); 29. *B. handelii* var. *handelii*; 30. Different variegation types of *B. acetosella* var. *hirtifolia*; 31, 32. *B. gulinqingensis*; 33, 34. *B. muliensis*; 35–46. Different variegation types of *B. palmata*, 37, 38 and 39 are leaves of different age on the same plant, show the development of leaf variegation. (Bar=3 cm)

表1 斑叶类秋海棠种类及其叶斑类型

Table 1 Species of variegated begonias and type their variegation

种名 Species	叶斑类型 Variegation type	种名 Species	叶斑类型 Variegation type
短葶秋海棠 <i>B. ×breviscapa</i>	I A1	黄瓣秋海棠 <i>B. xanthina</i>	I A2
台北秋海棠 <i>B. ×taipeiensis</i>	I A1	假赖叶秋海棠 <i>B. pseudoleprosa</i>	I A2
糙叶秋海棠 <i>B. asperifolia</i> var.	I A1	耳托秋海棠 <i>B. auritistipula</i>	I A2 (紫)
出云山秋海棠 <i>B. chuyunshanensis</i>	I A1	崇左秋海棠 <i>B. chongzuoensis</i>	I A2 (紫)
紫背天葵 <i>B. fimbriatistipula</i>	I A1	独牛 <i>B. henryi</i>	I A2 (紫)
水鸭脚 <i>B. formosana</i>	I A1	斜叶秋海棠 <i>B. obliquifolia</i>	I A2 (紫)
掌叶秋海棠 <i>B. hemsleyana</i> var. <i>hemsleyana</i>	I A1	扁果秋海棠 <i>B. platycarpa</i>	I A *
圆翅秋海棠 <i>B. laminariae</i>	I A1	假大新秋海棠 <i>B. pseudodaxinensis</i>	I A *
癞叶秋海棠 <i>B. leprosa</i>	I A1	蛛网脉秋海棠 <i>B. arachnoidea</i>	I B1
麻栗坡秋海棠 <i>B. malipoensis</i>	I A1	丽叶秋海棠 <i>B. ningmingensis</i> var. <i>bella</i>	I B1
蒙自秋海棠 <i>B. mengtzeana</i>	I A1	宁明秋海棠(原变种)	I B1
小叶秋海棠 <i>B. parvula</i>	I A1	<i>B. ningmingensis</i> var. <i>ningmingensis</i>	I B1
刺盾叶秋海棠 <i>B. setulosopeltata</i>	I A1	罗甸秋海棠 <i>B. porteri</i>	I B1
长柄秋海棠 <i>B. smithiana</i>	I A1	突脉秋海棠 <i>B. retinervia</i>	I B1
台湾秋海棠 <i>B. taiwaniana</i>	I A1	红斑秋海棠 <i>B. rubropunctata</i>	I B1
铺地秋海棠 <i>B. handelii</i> var. <i>prostrata</i>	I A1, I A2	半侧膜秋海棠 <i>B. semiparietalis</i>	I B1
粗毛无翅秋海棠(变种)	I A1, II D, II E	伞叶秋海棠 <i>B. umbraculifolia</i>	I B1 *
<i>B. acetosella</i> var. <i>hirtifolia</i>		须苞秋海棠 <i>B. fimbribracteata</i>	I B1 **
南台湾秋海棠 <i>B. austrotaiwanensis</i>	I A1 *	星果草叶秋海棠 <i>B. asteropyrifolia</i>	I B2
厚叶秋海棠 <i>B. dryadis</i>	I A1 *	歪叶秋海棠 <i>B. augustinei</i>	I B2
川边秋海棠 <i>B. duclouxii</i>	I A1 *	罗城秋海棠 <i>B. luochengensis</i>	I B2
麓谷秋海棠 <i>B. lukwana</i>	I A1 *	彭氏秋海棠 <i>B. pengii</i>	I B2
桑叶秋海棠 <i>B. morifolia</i>	I A1 *	变异秋海棠 <i>B. varifolia</i>	I B2
小花秋海棠 <i>B. peii</i>	I A1 *	广西秋海棠 <i>B. guangxiensis</i>	I B2 *
岩生秋海棠 <i>B. ravenii</i>	I A1 *	鹿寨秋海棠 <i>B. luzhaiensis</i>	I B3, I A2 (紫)
匍茎秋海棠 <i>B. repenticaulis</i>	I A1 *	假厚叶秋海棠 <i>B. pseudodryadis</i>	I C
中越秋海棠 <i>B. sinovietnamica</i>	I A1 *	橙花侧膜秋海棠 <i>B. aurantiflora</i>	II A
雾台秋海棠 <i>B. wutaiana</i>	I A1 *	花叶秋海棠 <i>B. cathayana</i>	II A
滇缅秋海棠 <i>B. rockii</i>	I A1 *, I B1 *	大新秋海棠 <i>B. daxinensis</i>	II A
点叶秋海棠 <i>B. alveolata</i>	I A1 **	靖西秋海棠 <i>B. jingxiensis</i>	II A
兰屿秋海棠 <i>B. fenicis</i>	I A1 **	灯笼秋海棠 <i>B. lanternaria</i>	II A
多花秋海棠 <i>B. sinofloribunda</i>	I A1 **	龙州秋海棠(原变种) <i>B. morsei</i> var. <i>morsei</i>	II A
桂南秋海棠 <i>B. austroguangxiensis</i>	I A2	一口血秋海棠 <i>B. picturata</i>	II A
巴马秋海棠 <i>B. bamaensis</i>	I A2	多毛秋海棠 <i>B. polytricha</i>	II A
水晶秋海棠 <i>B. crystallina</i>	I A2	紫叶秋海棠 <i>B. purpureofolia</i>	II A
丝形秋海棠 <i>B. filiformis</i>	I A2	大王秋海棠 <i>B. rex</i>	II A
圭山秋海棠 <i>B. guishanensis</i>	I A2	长毛秋海棠 <i>B. villifolia</i>	II A
黄氏秋海棠 <i>B. huangii</i>	I A2	裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	II A, II B, II D, II E
长柱秋海棠 <i>B. longistyla</i>	I A2	铁甲秋海棠 <i>B. masoniana</i>	II B
密毛龙州秋海棠 <i>B. morsei</i> var. <i>myriotricha</i>	I A2	德保秋海棠 <i>B. debaoensis</i>	II C, I A2 *
近革叶秋海棠 <i>B. subcoriacea</i>	I A2	香花秋海棠 <i>B. handelii</i> var. <i>handelii</i>	II D
都安秋海棠 <i>B. suboblata</i>	I A2	古林箐秋海棠 <i>B. gulingqingensis</i>	II F
变色秋海棠 <i>B. versicolor</i>	I A2	木里秋海棠 <i>B. muliensis</i>	II F

注: *: 根据文献描述为有斑, 叶斑类型为推断, 未见该斑叶植株; **: 文献描述模糊, 似有斑纹状, 未见该斑叶植株

Note: * indicating variegated species according to references, but variegated plant was not seen;

** indicating variegated species according to fuzzy discription in references, but variegated plant was not seen

在同一居群出现斑叶植株与无斑植株时，斑叶植株所有叶片均具有相同的叶斑特征，而无斑植株则完全不具有叶斑，两者的个体数量有时会不同，但斑叶类群叶斑特征在其小群体内是稳定存在的。温室引种栽培的结果表明这些野外变异产生的斑叶特征是稳定的性状，尽管有时候叶片的紫红色深浅会受到一定影响。因此在本研究中，只要种内居群中出现稳定的斑叶个体，该种即被认定为斑叶种类。

2.2 叶斑的多样性

依据本研究中制定的叶斑分类标准，对所调查得到的 84 种斑叶秋海棠进行了归类（表 1）。

一种秋海棠可以同时有多种叶斑类型，如粗毛无翅秋海棠（*B. acetosella* var. *hirtifolia*）具有 I A1、II D 和 II E 三种叶斑类型（图 2：30）和裂叶秋海棠具有 II A、II B、II D 和 II E 四种叶斑类型。共发现 6 种秋海棠具有两种或更多叶斑类型植株。

中国野生秋海棠属植物中有 68 种具有 I 类叶斑，18 种具有 II 类叶斑。具有 I 类中 I A1 类型叶斑的种类最多，达 31 种，尽管其中有 11 种仅根据文献模糊描述推断叶斑为此类型。有 20 种秋海棠具有 I A2 类型叶斑，10 种具有 I B1 型叶斑，6 种具有 I B2 型叶斑，1 种具有 I B3 类叶斑。仅有一种秋海棠具有 I C 型叶斑。具有 II 类叶斑的 18 种秋海棠中 12 种具有 II A 型叶斑，2 种具有 II B 型叶斑，1 种具有 II C 型叶斑，3 种具有 II D 型叶斑，2 种具有 II E 型叶斑，2 种具有 II F 型叶斑。中国秋海棠属植物所具有的叶斑类型中 I A1、I A2、I B1、I B2 和 II A 较常见，具有这些类型叶斑的秋海棠均有 5 种以上，其余叶斑类型较少见，仅 1~2 种秋海棠具有此类叶斑，并且这些秋海棠多数具有两种或以上叶斑类型植株。

除了叶斑的大小、形状和位置上有极丰富的多样性外，叶斑的颜色通常随叶片颜色不同而呈现多样性。具有 I A 类叶斑的 52 种秋海棠中有 5 种为褐色或紫色斑纹，其余均为白色或银灰色叶斑。通常叶色为绿色时，叶斑表现为红褐色、带紫色或者白色，而白色斑纹居多；当叶片颜色呈带紫色或深褐色时，叶斑通常为淡绿色、银绿色、银白色或者白色。

3 讨论

3.1 叶斑的稳定性和有斑种类的确定

根据观察，秋海棠属某一个种斑纹有无和斑纹类型不是绝对稳定的。有些种类的所有植株均为斑叶类型且叶斑类型一致，未发现没有斑纹的植株，如铁甲秋海棠、花叶秋海棠、灯果秋海棠（*B. lanternaria*）、一口血秋海棠（*B. picturata*）、宁明秋海棠（*B. ningmingensis* var. *ningmingensis*）、刺盾叶秋海棠（*B. setulosopeltata*）等。然而很多种类既有斑叶类型，又有无斑类型，有时两种类型植株生长于同一小环境内，如变色秋海棠、掌叶秋海棠（*B. hemsleyana* var. *hemsleyana*）、歪叶秋海棠（*B. augustinei*）、桂南秋海棠（*B. austroguangxiensis*）、靖西秋海棠（*B. jingxiensis*）、圆翅秋海棠（*B. laminariae*）等。调查过程中还发现分类学上的一个种可能通过变异等形成几种不同的斑纹类型，如大香秋海棠（*B. handelii*）（图 1：3-5；图 2：29）的银灰色完全面斑类型和脉间斑点类型。裂叶秋海棠种下单位中斑叶类变异类型更丰富（图 2：35-46），有银灰色完全面斑类、各种环状面斑类以及两种类型的混合型斑纹类型。我们怀疑不同的斑纹类型间有杂交的可能。尽管成熟叶片斑纹特征相对稳定，有些斑纹类型如脉间斑点类和一些秋海棠种类的环状斑纹是随着叶片的发育逐渐产生并不断发展的，而发展过程中斑纹的形态、大小以及色彩都可能变化，例如脉间斑点类的斑点会从无到有、从疏到密变化，有时还会从不连续到连续发展（图 1：1 和 2，3 和 4）；环状面斑可能从幼时不连续的环状斑块发展到成熟时的连续环状斑纹，叶斑颜色会从淡绿色至银白色发展，如大新秋海棠（*B. daxinensis*）等；有些种幼叶的环状斑纹由密集而不连续的白色小斑点组成，随着生长逐渐发展为稳定的连续环斑（如图 2：37，38，39）。温室引种栽培的野生斑叶类秋海棠，经多年栽培和营养繁殖证明叶斑的有无和叶斑类型是基本稳定的，因此对于野外发现的具有本研究中所描述的各叶斑类型的斑叶变异株，其性状稳定，均有园艺开发的價值。

秋海棠属植物生长环境较为特殊，分布的小环境居群往往较小，由于调查有限，很可能还有一些有斑种类未被发现，甚至还有可能有新的叶

斑类型存在。尽管对于中国秋海棠主要分布地的云南东南部、南部和广西西部地区开展的野外调查次数较多,调查点密度较大,仍可能有尚未被发现的居群。其他分布省如四川、贵州、西藏、广东、福建等,开展的野外调查次数和覆盖点密度较小,也可能遗漏一些分布点。

在进行大量的文献调查过程中,还发现不同的作者对于叶片的颜色和斑纹描述的侧重点不同,也有作者忽略对叶片颜色和斑纹的描述。因此对于仅根据文字描述判断为有斑种类以及仅有文字描述且模糊的种类分别进行了标注(表1)。

3.2 斑纹的结构基础和遗传特性

叶斑的产生原因和遗传特性是斑叶类品种选育过程中需要关注的问题。

前人的研究表明,一些秋海棠银白色或淡绿色叶斑是由叶片表皮层与下层细胞之间的间隙导致的,即空隙型结构叶斑,如大王秋海棠(Hara, 1957; Zhang 等, 2009)、掌叶秋海棠、水鸭脚和变色秋海棠(Sheue 等, 2012)。根据本文的叶斑分类标准,这些种类的叶斑分别属于ⅡA、ⅠA1、ⅠA1和ⅠA2。许多具有银白色或淡绿色斑纹的带紫色或紫褐色叶片叶背面的颜色往往也是带紫色的,并且可以看到叶背面存在与叶片上面斑纹形状一致的淡绿色斑块。根据这些叶斑具有银白色金属光泽且叶片背面相应部位绿色而非白化的特性,可以判断本文中所列出的斑叶类秋海棠中绝大多数具有这种类似的空隙结构基础(Sheue 等, 2012)。而一些具有绿色斑纹的带紫色叶片背面也能看到同样的现象。推测这种绿色斑纹(如图1: 23; 图2: 36)和掌状面斑叶片的绿色部分(图2: 26, 35)也像银白色斑纹一样有空隙结构存在并且这种叶片斑纹结构会影响花色素苷在叶片的分布。调查过程中也发现叶片的带紫色或紫褐色随着环境变化和生长往往会发生变化,如鹿寨秋海棠(*B. luzhaiensis*)在原生地生长条件下叶片紫褐色斑纹非常明显(图1: 17),但是引种在昆明植物所秋海棠温室的植株经过数年的生长叶斑变得很淡(图1: 18)。叶片这种带紫色或紫褐色往往与花色素苷有关,而花色素苷会受到光照、温度、土壤、季节等栽培条件的影响(于晓南和张启翔, 2000)。

对于空隙型结构叶斑的遗传特性已有一些相

关研究。Fooshee 和 Henny (1990) 对天南星科粗肋草属(*Aglaonema*)植物几种不同叶斑类型品种的叶斑产生机理进行了研究,发现这些叶斑具有共同的结构基础——叶片表皮层与其下层叶肉组织细胞之间存在空隙。而 Henny (1983, 1986, 1992) 经过多年杂交试验发现粗肋草属植物的叶斑是由单一位点复等位基因控制的,纯隐性 vv 表现为叶片无斑,而显性 V 表现为有斑,不同的显性基因表现的斑纹位置和形状不同,不同显性基因同时存在时性状表现为共显性,至今已发现至少6个共显性等位基因: V , V^c , V^{ei} , V^{ef} , V^{mm} , V^u 。李景秀等(2001)通过有性杂交的方法探讨了毛叶秋海棠(*B. rex*)的遗传杂交特性,结果发现毛叶秋海棠银绿色环状斑纹与无斑是一对相对性状,银绿色斑纹相对无斑为显性性状,其杂交遗传特性符合孟德尔分离定律。这些结果说明这种空隙型结构叶斑是受基因控制的,并且通过有性杂交育种是可行的。这为秋海棠属植物叶斑遗传特性的研究和有目的的杂交育种奠定了基础。

本研究通过广泛的调查,发现中国现有野生秋海棠属植物中84种为斑叶种类并且叶斑类型极其多样,不同叶斑类型的划分和归类将方便育种前亲本的选择,有希望通过后续研究阐明不同斑叶类型的结构基础和遗传特性,为培育丰富的秋海棠观叶品种提供依据。

致谢 李景秀老师、李宏哲女士、马宏先生、杨丽华女士、胡泉剑先生提供多年野外出差拍摄的秋海棠属植物照片。木里秋海棠不规则叶斑照片为中国自然标本馆网友 Alsages (2012a, b) 在四川攀枝花拍摄。图版制作受到杜新宇先生协助。

〔参 考 文 献〕

- 谷粹芝, 李振宇, 黄蜀琼等, 1999. 中国植物志 (52 卷第1分册) [M]. 北京: 科学出版社, 126—269
- 古训铭, 2006. 中国产秋海棠属侧膜组植物之系统分类学研究 [D]. 台湾: 国立成功大学生命科学研究所 (硕士学位论文)
- 钱萍, 季春峰, 2010. 彩叶植物的一个分类新体系 [J]. 现代园艺, (2): 4—5
- 日本ベゴニア協会, 2003. ベゴニア百科 [M]. 日本: 誠文堂新光社, 178

- 王令茹, 徐春霞, 2007. 常见彩叶园林植物的分类及其应用 [J]. 现代农业科技, (6): 14, 19
- 中国科学院昆明植物研究所, 2006. 云南植物志 (第 12 卷) [M]. 北京: 科学出版社, 143—237
- Alsages, 2012a. Photo on Nature-Museum website [DB/OL]. [http://www.nature-museum.net/Album/ShowSpPhoto.aspx?virtualalbumid=\(S\)15571&page=1&photoid=3349b66f-ced1-4aec-b23c-446d030ca6e6](http://www.nature-museum.net/Album/ShowSpPhoto.aspx?virtualalbumid=(S)15571&page=1&photoid=3349b66f-ced1-4aec-b23c-446d030ca6e6) (accessed on March 12, 2012)
- Alsages, 2012b. Photo on Nature-Museum website [DB/OL]. <http://www.nature-museum.net/album/ShowPhoto.aspx?photoid=12b41c06-4bd9-45a2-aeed-f2b3a3ec2f17> (accessed on March 12, 2012)
- de Wilde JJFE, 2011. Begoniaceae [A]. In: Kubitzki K (ed.), *The Families and Genera of Vascular Plants*, Vol. X [M]. German: Springer Press, 56—71
- Fooshee W, Henny R, 1990. Chlorophyll levels and anatomy of variegated and non-variegated areas of *Aglaonema nitidum* leaves [J]. *Proceedings of the Florida State Horticultural Society*, **103**: 170—172
- Guan KY, Ma H, Li JX *et al.*, 2008. *Begonia* germplasm resources of China [J]. *Acta Horticulturae*, **766** (ISHS): 337—348
- Hara N, 1957. Study of the variegated leaves, with special reference to those caused by air spaces [J]. *Japanese Journal of Botany*, **117** (6): 86—101
- Henny RJ, 1983. Inheritance of foliar variegation in 3 *Aglaonema* species [J]. *Journal of Heredity*, **74** (6): 475—476
- Henny RJ, 1986. Single locus, multiallelic inheritance of foliar variegation in *Aglaonema* [J]. *Journal of Heredity*, **77** (3): 214—215
- Henny RJ, 1992. Inheritance of the foliar variegation pattern from *Aglaonema nitidum* (Jack) Kunth 'Ernesto's favorite' [J]. *Hortscience*, **27** (3): 274—274
- Ku SM, Kono Y, Liu Y, 2008. *Begonia pengii* (sect. *Coelocentrum*, Begoniaceae), a new species from limestone areas in Guangxi, China [J]. *Botanical Studies*, **49** (2): 167—175
- Li HZ, Ma H, Zhou ZK *et al.*, 2008. A new species of *Begonia* (Begoniaceae) from Guangxi, China [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **157** (1): 83—90
- Li JX (李景秀), Guan KY (管开云), Tian DK (田代科) *et al.*, 2001. The genetic property of hybridization on *Begonia rex* [J]. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报), **28** (5): 440—444
- Liu Y, Ku SM, Peng CI, 2007. *Begonia bamaensis* (sect. *Coelocentrum*, Begoniaceae), a new species from limestone areas in Guangxi, China [J]. *Botanical Studies*, **48** (4): 465—473
- Ma H, Li HZ, 2006. *Begonia guianiana* (Begoniaceae), a new species from China [J]. *Annales Botanici Fennici*, **43** (6): 466—470
- Nature-Museum Information System ("自然标本馆" 生物多样性信息系统), 2012. [*Begonia*] album [DB/OL]. <http://www.nature-museum.net/album/ShowSpAlbum.aspx?spid=15490> (accessed on March 12, 2012)
- Peng CI, Ku SM, 2009. *Begonia x chungii* (Begoniaceae), a new natural hybrid in Taiwan [J]. *Botanical Studies*, **50** (2): 241—250
- Peng CI, Ku SM, Kono Y *et al.*, 2008a. Two new species of *Begonia* (sect. *Coelocentrum*, Begoniaceae) from limestone areas in Guangxi, China: *B. arachnoidea* and *B. subcoriacea* [J]. *Botanical Studies*, **49** (4): 405—418
- Peng CI, Ku SM, Kono Y *et al.*, 2012. *Begonia chongzuoensis* (sect. *Coelocentrum*, Begoniaceae), a new calciphile from Guangxi, China [J]. *Botanical Studies*, **53** (2): 283—290
- Peng CI, Liu Y, Ku SM, 2008b. *Begonia aurantiflora* (sect. *Coelocentrum*, Begoniaceae), a new species from limestone areas in Guangxi, China [J]. *Botanical Studies*, **49** (1): 83—92
- Peng CI, Liu Y, Ku SM *et al.*, 2010. *Begonia x breviscapa* (Begoniaceae), a new intersectional natural hybrid from limestone areas in Guangxi, China [J]. *Botanical Studies*, **51** (1): 107—117
- Sheue CR, Pao SH, Chien LF *et al.*, 2012. Natural foliar variegation without costs? The case of *Begonia* [J]. *Annals of Botany*, **109** (6): 1065—1074
- Shui YM, 2007. *Begonia tetralobata* (Begoniaceae), a new species from China [J]. *Annales Botanici Fennici*, **44** (1): 76—79
- Wei ZD, Shui YM, Zhang MD *et al.*, 2007. *Begonia coelocentroides* Y. M. Shui & Z. D. Wei, a new species of Begoniaceae from Yunnan, China [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, **45** (1): 86—89
- Wu ZY, Gu CZ, Peng CI *et al.*, 2007. Begoniaceae [A]. In: Wu ZY, Raven PH (eds.), *Flora of China* [M]. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, Vol. 13: 153—207
- Yu XN (于晓南), Zhang QX (张启翔), 2000. Review of researches on leaf color changing of color-leafed plants [J]. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报), **27** (增刊): 533—538
- Zhang Y, Hayashi T, Hosokawa M *et al.*, 2009. Metallic lustre and the optical mechanism generated from the leaf surface of *Begonia rex* Putz [J]. *Scientia Horticulturae*, **121** (2): 213—217